

The role of polymorphism in the evolution and stability of cooperation

(A sokféleség szerepe a kölcsönös együttműködés
kialakulásában és fennmaradásában)

Boza Gergely

Doktori értekezés tézisei

témavezető:

Scheuring István, Dsc.

tudományos tanácsadó,

Eötvös Loránd Tudományegyetem,

Biológiai Intézet,

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék,

MTA-ELTE Elméleti Biológia és Evolúciós Ökológia Kutatócsoport.

Biológia Doktori Iskola,

Doktori iskola vezető: Prof. Erdei Anna;

Elméleti és Evolúcióbiológia Doktori Program,

Doktori program vezető: Prof. Szathmáry Eörs.



2013

Eötvös Loránd Tudományegyetem,

Biológiai Intézet,

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék,

1117 Budapest, Pázmány P. sétány 1/c.

1. Bevezető és előzmények

Társas konfliktushelyzetek tipikusan olyankor alakulnak ki, amikor az együttműködő viselkedés előnyét kizsákmányolhatják csalogók, akik bár a segítségnyújtást élvezik, ám nem viszonozzák azt (Trivers 1971). Általában kooperációnak hívjuk ha fajon belüli kölcsönös együttműködésről beszélünk, mely esetben az együttműködő egyedek között kompetíció is fennállhat (West et al. 2007). Abban az esetben ha az együttműködésben résztvevők külön fajokból származnak, mutualizmusról, vagy fajok közötti kooperációról beszélhetünk. Mindkét kapcsolattípus esetén hasonló konfliktushelyzet alakul azonban ki (West et al. 2007), melyet leghatásosabban a jól ismert Rabok Dilemmája játékkal jellemezhetünk (Trivers 1971): bár a játék mindkét résztvevője jobban járna kölcsönösen együttműködve, az együttműködést nem viszonzó, csalogó egyed még jobban járhat, hiszen ő nem fizeti a segítségnyújtás költségét. Így a csalás könnyedén elterjedhet a populációban, mely végül az együttműködés eltűnéséhez vezethet, mely esetben viszont mindenki a lehető legrosszabbul jár (Nowak 2006a,b).

Számos tanulmány látott napvilágot, mely arra próbál magyarázattal szolgálni, hogy a segítségnyújtás miként alakulhatott ki és maradhat fent a nyilvánvaló hátrány mellett melyet a csalás megjelenése okoz (Nowak 2006b; West et al. 2007). Mind közül az evolúciós játékelmélet eszköztára bizonyult hatásosnak és leginkább alkalmasnak a szociális konfliktushelyzetek leírására és vizsgálatára, legyen szó fajon belüli, vagy fajok közötti kapcsolatokról (Bshary & Bronstein 2004; Doebeli & Hauert 2005; Nowak 2006a). Azutóbbi évtizedekben különféle játékok, játék-típusok szolgáltak metaforaként a természetben megfigyelhető együttműködő viselkedés leírására, jellemzésére, és megértésére (Dugatkin 1997; Bergstrom et al. 2003). A klasszikusan alkalmazott elméleti megközelítések azonban számos egyszerűsítő feltételezéssel éltek, melyek a valóságban nagyon ritkán állják meg a helyüket: így például a páros játékok, melyben szigorúan csak két résztvevő hat kölcsön; hasonlóképpen az állandó és véletlenszerű kölcsönhatási kapcsolatrendszer, mely esetben a kölcsönható partnerek véletlenszerűen kerülnek kapcsolatba, és nincs lehetőségük partnert váltani; továbbá például állandó és független befektetési stratégiák feltételezése; vagy épp a homogén környezet feltételezése (Bergstrom et al. 2003; Bshary & Bronstein 2004; Doebeli & Hauert 2005). Egyúttal az elméleti munkák nagy része a számtalan különféle társas helyzet leírására csakis a Rabok Dilemmája játék alkalmazásához ragaszkodott (Archetti & Scheuring 2012). A kísérletes megfigyelések ugyanakkor egy jóval árnyaltabb, összetettebb képet festenek le a társas

kapcsolatokról, együttműködő viselkedésekről a természetben (Bergstrom et al. 2003; Bshary & Bronstein 2004; Kiers & Denison 2008; Kiers et al. 2011).

A doktori disszertáció célja ezen egyszerűsítő feltételezések feloldása egyes felvetett társas konfliktushelyzetek esetén. Olyan játékelméleti modelleket vázol fel, melyek az egyszerű modellekhez képest egy-egy, a természetben megfigyelhető mintázat vagy viselkedés által motivált folyamattal kiegészülve vizsgálják a kooperáció kialakulását, elterjedését és fennmaradását (Sachs et al. 2004). Miután a dolgozat áttekinti az egyes problémakörök vizsgálatára kifejlesztett modell-típusokat, elméleteket, felülvizsgálja azok hiányosságait és megkísérel egy-egy új, realisztikusabb feltételezéshez modellt felvetni és azt vizsgálni. Két fő területet érint a tanulmány: a nemlineáris sok-résztvevős játékok, illetve a feltételes stratégiák szerepét az együttműködés evolúciójában és stabilitásában. A disszertáció arra keresi a választ, hogy az egyes egyszerűsítő feltételezések feloldása, és ezek helyettesítése realisztikusabb feltételezésekkel mennyiben változtatja meg a modell eredményeit, perdikcióit, és mennyiben és milyen mértékben használ, vagy épp árt, az együttműködő viselkedések elterjedésének.

A biológiai társas helyzetek legnagyobb része sok-résztvevős játékként (Nunn & Lewis 2001; Kitchen & Beehner 2007), és ezenfelül nem-lineáris nyereségfüggvénnyel jellemezhető leginkább (Pacheco et al. 2009; Boza & Számadó 2010; Archetti & Scheuring 2012). Ezekben a játékokban a résztvevők, a csapat tagjai csak akkor részesülnek jutalomban, ha az együttműködő egyedek aránya elér egy adott küszöbértéket, mint például az N -játékos Küszöbérték Közjó Játék esetén (N -player Threshold Public Good Game; Bach et al. 2006).

A dolgozat felvázol egy többszintű szelekciós modellt, melyben a csoportos vállalkozás, mint például a csoportos vadászat, küszöbérték játékkal írható le (Bach et al. 2006), és versengés, azaz szelekció fellép mind az egyed, mind a csoport szintjén. Tudjuk, hogy ezekben az egyszerű játékokban az együttműködők és a csalók stabil alapvető együttélése lehetséges, a küszöbértéktől, az együttműködés költségétől függően. Azonban nem tudjuk, hogy a csoportszintű szelekció miként befolyásolja ezt az együttélést. Az áttekintett biológiai példák rávilágítanak, hogy a csoportosan viselkedő, például vadászó, közösségeken belül erős a territorialitás, a csoportok egymással is vetekszenek az erőforrások megszerzéséért. Ezért a dolgozat bemutat és vizsgál egy modellt, mely ötvözi a küszöbérték játékot a többszintű szelekció feltevéseivel, illetve vizsgálja az együttműködés elterjedését jól-kevert és térben kötött populációk esetén is (Boza & Számadó 2010).

A dolgozat második fele a feltételes stratégiák szerepére és kooperációra gyakorolt hatására koncentrál. Minden társas kapcsolat három fázisra osztható fel: az összekapcsolódási, a befektetési, és végül a felosztási fázisokra (Dugatkin 1995). Az összekapcsolódási fázisban az egyed választhat a potenciális partnerek közül, és dönthet kivel szeretne kapcsolatot kialakítani. A befektetési fázisban az egyed arról dönt, hogy mennyit fektet a kapcsolatba, milyen mértékű segítséget, felajánlást nyújt partnerének. Végül a felosztási fázisban dőlhet el, hogy a megszerzett nyereséget milyen arányban osztják el a partnerek (Dugatkin 1995). Mindegyik felvázolt fázisban elképzelhető feltételes stratégiák alkalmazása, a dolgozat ebből kettőt tárgyal részletesebben (Kun et al. 2010; Boza et al. 2012).

A kooperációt vizsgáló munkák legnagyobb részében az összekapcsolódási fázisban az egyedek véletlenszerűen kerültek kapcsolatba, és az egyedeknek nem volt lehetősége választani, és változtatni ezen. Sokkal valószínűbb feltételezés azonban, hogy az egyed választhat kivel szeretne kapcsolatot kialakítani, kivel szeretne egy csapatba kerülni, illetve menet közben is változtathat a kapcsolatain. A dolgozat egy játékelméleti modell keretében arra a kérdésre keresi a választ, hogy az együttműködés milyen körülmények között terjedhet el, amennyiben a játékosok kapcsolati hálózatát egy dinamikusan változó, skálafüggetlen gráf írja le, a kapcsolatok preferenciális megváltoztatásának lehetősége mellett (Kun et al. 2010). Mivel nem csak az együttműködő egyedek, hanem a csalók is lehetőséget kapnak kapcsolatrendszerük megváltoztatására, nehezen eldönthető hogy a feltételes partnerválasztási stratégiák feltételezése segíteni vagy gátolni fogja a kooperátorok elterjedését.

A soron következő fejezetekben a befektetési fázisra koncentrál a disszertáció. A tradicionálisan vizsgált modellekben a befektetési döntés a mindent vagy semmit elvet követte, érezhetően messze elmutatva a természetben megfigyelhető viselkedések mellett. Így a dolgozat ezen egyszerűsítő feltételezés elvetésével, és a befektetési fázisban alkalmazott feltételes stratégiák modellezésével vizsgálja az együttműködési viselkedés elterjedését és fennmaradását. A vizsgálat a fajok közötti kölcsönösen előnyös kapcsolatok modellezésén keresztül a Folytonos Reciprok Befektetési játék, a Folytonos Ismételt Rabok Dilemmája játék egy formájának keretein belül történik. Ezenfelül vizsgálni kívánja a térbeliség szerepét a mutualista kapcsolatok fennmaradásában, mely hatás máig vita tárgya a szakirodalomban (Boza & Scheuring 2004; Boza et al. 2012).

2. Módszer

A bemutatott problémák vizsgálata minden esetben sztochasztikus egyedalapú modellben történik. Az egyed fitnessét, rátermettségét a társas kapcsolatok hozománya határozza meg, mely vagy egy fajtárssal kialakított kapcsolatot jelent a kooperációs modellek esetén, vagy egy másik faj egyedével történhet a kölcsönös együttműködés kialakítása a mutualizmus modellezése esetén. Versengés minden esetben csak a fajtársak között léphet fel.

Az egyedek vagy egy rácshaló rácspontjait, illetve egy szabályos vagy skálafüggetlen gráf csomópontjait foglalják el térben kötött populációk esetén. Amennyiben fajon belüli együttműködésről beszélünk, az egyed a közvetlen szomszédságával léphet kapcsolatba, mely szomszédos rácspontokat, vagy szomszédos csomópontokat jelenti. Fajok közötti kapcsolatok esetén a két populáció két párhuzamosnak elképzelhető rácshálót népesít be, és a kölcsönhatás a az azonos helyzetű rácspontokban helyet foglaló egyedek között lehetséges a két rács között. Versengés mindig a közvetlen szomszédok között léphet fel. Jól-kevert populációk esetén mind az együttműködő, mind a versengő partnerek véletlenszerűen kerülnek kiválasztásra a populációkból.

Az N -játékos Küszöbérték Közjó Játék esetén csoportok közötti szelekció is kialakulhat, mely esetben a csoportok foglalják el a rácshaló rácspontjait, és a térben explicit modellben a közvetlen szomszédokkal, jól-kevert esetben pedig random szomszédokkal versengenek a résztvevők átlag fitnessének megfelelően. A nyertes csapat foglalhatja el a szóban forgó territóriumot, a rácspontot.

A partner választás modellben az egyedek kooperáló vagy csaló viselkedést követhetnek. A partner választás mechanizmusa egy előre meghatározott definíció szerint, mely figyelembe veszi a lokális szociáliskörnyezetet, engedélyezi bizonyos valószínűséggel egyes kapcsolatok, a gráf éleinek átkötését úgy, hogy a gráf topológiája érintetlen marad. Az átkötögetés sebessége a modellben egy külső paraméter függvénye.

A csoportos játék és mutualizmus modellek esetén minden egyedet egy öröklődő és mutálódó tulajdonságok jellemeznek. A csoportos játék esetén ezek a tulajdonságok a csoportos vállalkozásokban, a csoportos vadászatban, illetve a territoriális harcban való részvételre vonatkozó hajlandóságot fejezik ki. A résztvevők fizetik a segítségnyújtás költségét, és sikeres együttműködés esetén mindenki egyenlően osztozik a nyereségen.

A mutualista kapcsolatok modellezése során az egyedek két tulajdonsága két befektetési típust ír le, melyek a több körön keresztül tartó kapcsolatot jellemzik. Az egyik tulajdonság

határozza meg a feltétlen befektetést, illetve a másik a feltételes komponenst. A feltétlen befektetés egy kezdeti és a kölcsönhatás során változatlan befektetést jelent. A feltételes befektetés esetén az aktuális körben a befektetés mértéke attól függ, mekkora nyereséggel zárta az egyed az előző kört a kölcsönhatásban.

A dolgozatban publikált eredmények a numerikus számítások több ismétléséből átlagolva, illetve a vizsgálatok során valamennyi releváns és értelmes beállítást, paramétert megvizsgálva kerülnek bemutatásra.

3. Tézisek

Az N -játékos Küszöbérték Közjó Játék

- 1) Az eredmények igazolják, összhangban más munkák eredményeivel, hogy együttműködési polimorfizmus alakul ki, ahol az együttműködő és csaló egyedek stabilan együtt élhetnek. A kooperáció mértéke az együttélésben függ az együttműködés költségétől, a küszöbértéktől, a csoportmérettől és a kezdeti kooperáció mértékétől. Ugyancsak igazolást nyert, hogy a bemutatott eredmények nem csak a szigorúan lépcsős, hanem szigmoid nyereség-függvények esetén is hasonlóak.
- 2) Munkamegosztás alakulhat ki abban az esetben, amikor a csoport több független vállalkozásban is részt vesz, és szelekció lép fel mind az egyed, mind a csoport szintjén. Ezekben az esetekben az optimális csoportszintű forráselosztásban fontos szerepet kapnak a csaló, lusta egyedek, akik nem járulnak hozzá aktívan a csoportos vállalkozás sikeréhez. Munkamegosztás esetén többszörös csoportjátékokban az egyikféle helyzetben, például a csoportos vadászatban, csaló egyed a másik helyzetben, mint például a territoriális harc során, együttműködőként viselkedhet, míg más egyedek éppen fordított stratégiát követnek.
- 3) A térbeliség elősegíti az együttműködő viselkedés elterjedését az N -játékos Küszöbérték Közjó Játékokban, mivel a kooperátorok inváziója a csaló populációban nagyobb költségek esetén is végbemehet. Továbbá térben explicit populációk esetén az együttműködés magasabb költségek mellett is stabil, a hiszterézispont eltűnik, ellenben a jól-kevert esettel.

Feltételes partner választás modell

- 4) Az egyszerű szabályok, mint “szabadulj meg a csaló szomszédodtól”, vagy mint “a barátom barátja az én barátom is” elősegíthetik a kooperátorok elterjedését, még olyan esetekben is, mikor a kooperátorok mellett a csalók is hasonló partnerválasztási stratégiát követhetnek, és a kölcsönhatási hálózat topológiája változatlan, csak a szomszédság összetétele változhat.

Feltételes befektetési modell

- 5) Abban az esetben, ha a mutualista kapcsolatot mint folytonos reciprok befektetési játékot képzeljük el, a kölcsönható stratégiák minden esetben egy befektetési kör mentén evolválódnak. A befektetési körre jellemző, hogy kezdetben növekszenek a befektetések és a nyereségek, majd mindkét befektetési komponens, a feltétlen és a feltételes is, fokozatosan eltűnik. A végállapot minden esetben a kölcsönös segítségnyújtás hiánya.
- 6) A mutualista kapcsolatokat azonban stabilizálhatja a befektetési körök ún. fázis polimorfizmusa. Bár az egyed szintjén a befektetési körök mindig a befektetések eltűnése felé hajtják a stratégiákat, a populáció szintű befektetések stabil, magas értéken állapodnak meg. Ezzel összefüggésben különböző stratégia-diverzitás küszöbök jellemzik a térben explicit és jól-kevert populációkat, melyek megadják a legkisebb mértékű polimorfizmust ahol a mutualista befektetések még stabilizálódhatnak.
- 7) Egy átfogó elemzés rámutat, hogy a számos releváns beállított paraméter, mint például a nyereség-költség aránya, a sejtautomata frissítés módja, a populációstruktúra, vagy épp a mutációs változékonyság mértéke mellett a mutáció varianciájának definiálás erősen befolyásolhatja a mutualizmus stabilitását a modellben. Lényeges lépés a magas befektetési szint fenntartásához, hogy a befektetési kör mindig újraindulhasson a populáció különböző részeiben, mely csak adott paraméterek mellett biztosított.
- 8) Térben explicit populációstruktúra esetén a polimorfizmus megőrzését elősegíti egy dinamikusan változó térbeli mozaik struktúra, melyben kialakuló, növekvő, majd „kipukkanó” „buborékok” formájában megy végbe a stratégiák inváziója és evolúciója a befektetési kör mentén. Kiemelkedő szerepet kap a polimorfizmus megőrzésében az ún. szigetelő határréteg, mely a buborékok határai között alakul ki, és rövidebb-hosszabb ideig megakadályozza a stratégiák invázióját a szomszédos foltokba.
- 9) A térbeli heterogenitás esetében a költséges foltok képesek tovább erősíteni ezt a polimorfizmust, mivel katalizálják a szigetelő határrétegek létrejöttét, maguk is részét

képezve annak, így akadályozva meg az inváziót. Ellentétben az intuícióval, a költséges foltok beiktatása stabilizálhatja a kölcsönös mutualista befektetéseket.

4. Következtetések

A társas kapcsolatok evolúciójának és kapcsolódó dinamikájának megértéséhez elengedhetetlen azoknak a folyamatoknak feltárása és megértése, melyek a természetben megfigyelhető mintázatokat, mint például a sokféleséget, létrehozhatják és fenntarthatják. A dolgozatban felvetett modellek lehetséges magyarázattal szolgálhatnak ezekre a jelenségekre. Csoportos viselkedés esetén az N-játékos Küszöbérték Közjó Játékban látható együttélés és a kialakuló munkamegosztás számos természetes közösség esetén megfigyelhető jelenségekre szolgálhat magyarázatul. Megállapítható, hogy egyes csoportos viselkedések esetén az egyed szintjén és csupán egyfajta csoportos vállalkozást figyelembe csalásként megjelenő magatartás a csoport szintjén történő optimalizálás eredménye is lehet. A feltételes stratégiák sokszor reálisabban modelleznek egyes kapcsolatokat, mint például a bemutatott preferenciális partner választás stratégiája, és segítséget nyújthatnak a természetes kapcsolatrendszerek felépítésének és működésének megértéséhez. A bemutatott eredmények arra is rávilágítanak, hogy a mutualista kapcsolat, ha mint változékony, feltételes befektetési játékot képzeljük el, összhangban a kísérletes eredményekkel és megfigyelésekkel, valójában egy instabil kölcsönös együttműködést takarhat, állandó befektetési sokféleséggel, mely térben és időben változik. Ezek az eredmények ráirányították a figyelmet, számos más munkával és megfigyeléssel egyetemben, hogy a társas kapcsolatokat ne mint állandó, változatlan, statikus kölcsönhatásokat kezeljük, hanem dinamikusan, a helyzettől és kontextustól függően változó bonyolult kölcsönhatásokként. A disszertációban bemutatott és megvitatott eredmények, elméletek lehetőséget biztosítanak a felvázolt ötletek mentén további kutatásokra, mint az elméleti mind a kísérletes irányban.

5. Közlemények

A DISSZERTÁCIÓHOZ KAPCSOLÓDÓ RELEVÁNS KÖZLEMÉNYEK

- Boza, G.,** Kun, Á., Scheuring, I. & Dieckmann, U. (2012) Strategy diversity stabilizes mutualism through investment cycles, phase diffusion, and spatial bubbles. *PLoS Computational Biology*, 8: e1002660.
- Boza, G.** & Számadó, Sz. (2010) Beneficial laggards: multilevel selection, cooperative polymorphism and division of labour in Threshold Public Good Games. *BMC Evolutionary Biology* 10: 336.
- Kun, Á., **Boza, G.** & Scheuring, I. (2010) Cooperators Unite! Assortative linking promotes cooperation particularly for medium sized associations. *BMC Evolutionary Biology* 10: 173.
- Boza, G.** & Scheuring, I. (2004) Environmental heterogeneity and the evolution of mutualism. *Ecological Complexity* 1: 329–339.

VÁLOGATOTT RELEVÁNS KONFERENCIA ÉS WORKSHOP ÖSSZEFOGLALÓK

- Boza, G.** & Számadó, Sz. (2010) Cooperation and multilevel selection in n -player Threshold Public Goods Games. Presentation at INCORE Conference “Cooperation: an Interdisciplinary Dialogue”, 2010 September 17-18, Collegium Budapest, Budapest, Hungary.
- Boza, G.,** Kun, Á., Scheuring, I. & Dieckmann, U. (2009) Mutualism and exploitation: a theoretical approach. Presentation at the 8th Hungarian Congress of Ecology, August 26-28 2009, Szeged, Hungary.
- Boza, G.,** Kun, Á., Scheuring, I. & Dieckmann, U. (2009) The evolution and stability of conditional mutualistic interactions: model and reality. Presentation at the 5th Annual Plant Biology Symposium “Mutualism: Plants and the Evolution of Cooperation & Trading, (TECT)”, May 7-9 2009, Harvard University, USA.
- Boza, G.,** Kun, Á., Scheuring, I. & Dieckmann, U. (2008) Investigation of a general model of mutualism. Presentation at the TECT General Meeting, EUROCORES Programme TECT, Barcelona, November 23 2008.
- Boza, G.,** Könnnyű, B. & Számadó, Sz. (2007) Cooperation in n -player Prisoner’s Dilemma threshold game. Presentation at The 6th European Conference on Ecological Modelling, ECEM’07, November 27-30 2007, Trieste, Italy.
- Boza, G.** & Scheuring, I. (2004) The role of spatial heterogeneity on the evolution of mutualism. Poster at the Szeged Ecology Days Conference November 25-26 2004, Szeged, Hungary.

6. Idézett irodalom

- Archetti M., Scheuring I. (2012) Review: Game theory of public goods in one-shot social dilemmas without assortment. *J Theor Biol* 299: 9–22.
- Bach L.A., Helvik T., Christiansen F.B. (2006) The evolution of n -player cooperation-threshold games and ESS bifurcations. *J Theor Biol* 238: 426–434.
- Bergstrom C., Bronstein J.L., Bshary R., Connor R. C., Daly M., et al. (2003) Interspecific mutualism—puzzles and predictions. In Hammerstein P. (editor): Genetic and Cultural Evolution of Cooperation: Report of the 90th Dahlem Workshop, Berlin, June 23–28, 2002. Cambridge: MIT Press.
- Bshary R., Bronstein J.L. (2004) Game structures in mutualistic interactions: what can the evidence tell us about the kind of models we need? *Adv Stud Behav* 34: 59–101.
- Doebeli M., Knowlton N. (1998) The evolution of interspecific mutualism. *P Natl Acad Sci USA* 95: 8676–8680.
- Dugatkin L.A. (1995) Partner choice, game theory and social behavior. *J Quantitative Anthropology* 5: 3–14.
- Dugatkin L.A. (1997) Cooperation among animals: An evolutionary perspective. New York: Oxford University Press.
- Kiers E.T., Denison R.F. (2008) Sanctions, cooperation, and the stability of plant–rhizosphere mutualisms. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39: 215–236.
- Kiers E.T., Duhamel M., Beesetty Y., Mensah J.A., Franken O., et al. (2011) Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333: 880–882.
- Kitchen D.M., Beehner J.C. (2007) Factors affecting individual participation in group-level aggression among non-human primates. *Behaviour* 144: 1551–1581.
- Nowak M.A. (2006a) Evolutionary dynamics: exploring the equations of life. Cambridge, London: Belknap/Harvard Press. pp. 71–91.
- Nowak M.A. (2006b) Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314: 1560–1563.
- Nunn C.L., Lewis R.J. (2001) Cooperation and collective action in animal behavior. In Noë R., Hammerstein P., van Hooff J.A.R.A.M. (editors): Economics in nature. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pacheco J.M., Santos F.C., Souza M.O., Skyrms B. (2009) Evolutionary dynamics of collective action in N -person stag hunt dilemmas. *Proc R Soc B* 276: 315–321.
- Sachs J.L., Mueller U.G., Wilcox T.P., Bull J.J. (2004) The evolution of cooperation. *Q Rev Biol* 79: 135–160.
- Trivers R. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Q Rev Biol* 46: 35–57.
- West S.A., Griffin A.S., Gardner A. (2007b) Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evol Biol* 20: 415–423.